

Caractéristiques des spicules et du squelette carbonaté des espèces actuelles du genre *Merlia* (Démospouges, Merliidae), et comparaison avec des Chaetétides fossiles

par Pascale GAUTRET, Jean VACELET et Jean-Pierre CUIF

Résumé. — L'étude de spécimens d'origines géographiques diverses des deux espèces calcifiantes du genre actuel *Merlia* (Démospouge, Tétractinomorphe, Merliidae) fait apparaître que malgré les différences spiculaires qui séparent les deux espèces, les caractéristiques minéralogiques et microstructurales de leurs squelettes carbonatés sont très stables dans le genre. Ce squelette est uniformément calcitique, avec des teneurs élevées en magnésium, et les modalités de sa formation, révélées par l'analyse de sa microstructure, permettent de distinguer très nettement les structures carbonatées élaborées par les *Merlia* de celles que produisent d'autres Démospouges actuelles. Cette microstructure caractéristique se retrouve, avec une grande précision, chez des formes chaetétoïdes du Paléozoïque (*Chaetetes cylindraceus*, Carbonifère) et du Jurassique (*Blastochaetetes bathonicus*), suggérant des affinités poussées entre ces fossiles et le genre actuel. Leur absence dans les formations du Permien et du Trias, périodes réputées favorables au développement de l'aragonite dans les milieux sédimentaires, est mise en parallèle avec l'impossibilité, chez certaines *Merlia* actuelles, de produire un squelette carbonaté.

Abstract. — A study of specimens of two Recent calcified species from the genus *Merlia* sampled at diverse localities shows that although spicular differences separate the two species, mineralogical and microstructural characteristics of their calcareous skeleton remain highly constant. This skeleton is uniformly made up of high magnesium calcite. Microstructural analysis and growth mode made it possible to distinguish the calcium carbonate structures of *Merlia* from those produced by other Recent demosponges. These characteristic microstructural features can also be found in both Paleozoic and Jurassic chaetetids, respectively *Chaetetes cylindraceus* and *Blastochaetetes bathonicus*, which suggests phylogenetical affinities between these fossils and Recent *Merlia*. Their absence during the Permo-Trias period, which is known to have encouraged aragonite development, is related to the fact that some Recent species of *Merlia* are presently unable to produce a carbonate skeleton.

P. GAUTRET et J.-P. CUIF, Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie, URA 723, Université Paris XI-Orsay, Bât. 504, 91405 Orsay cedex.

J. VACELET, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, URA 41, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.

INTRODUCTION

L'interprétation des Chaetétides fossiles a été bouleversée par la découverte d'un survivant des Acanthochaetétidés, *Acanthochaetetes wellsi* Hartman & Goreau, 1975, qui a montré de façon irréfutable qu'il ne s'agissait pas de Cnidaïres, mais de Spongiaires calcifiés. Par sa spiculation et les caractères de ses tissus vivants, la forme actuelle peut être classée très précisément dans les Démospouges Hadromérides, au voisinage de la famille non calcifiée des

Spirastrellidae (VACELET, 1985); on a même proposé son intégration dans le genre *Spirastrella* (REITNER & ENGESER, 1987), pourtant dépourvu du squelette calcaire. La correspondance très exacte entre les microstructures du squelette carbonaté de la forme actuelle (calcié microlamellaire) et celles de certaines formes fossiles suggère que ces dernières avaient les mêmes affinités et, bien qu'exceptionnelle, la présence chez les fossiles de spicules du même type confirme cette parenté.

Ces affinités ne concernent cependant qu'une partie de ce vaste ensemble fossile des Chaetétides, dont il est maintenant clair qu'il constitue un groupe très hétérogène. A côté des Acanthochaetétides, de nombreuses formes chaetétoïdes, du Trias notamment, ont des affinités nettes avec une autre Démosponge calcifiée actuelle, *Ceratoporella nicholsoni* Hickson (DIECI *et al.*, 1977), tandis que *Antalyopsis spherolitica* Cuif a une microstructure sphérolitique identique à celle de l'actuelle *Astrosclera willeyana* Lister (CUIF, 1983). Cependant, d'autres Chaetétides fossiles n'ont aucun représentant actuel connu. Ce sont par exemple les Varioparietidae, tels qu'ils ont été définis par FISCHER (1970), caractérisés par une microstructure granulaire, ou des espèces chaetétoïdes du Crétacé, pourvues d'une spiculation inconnue chez les Démosporges calcifiées actuelles (CHERCHI & SCHRÖDER, 1987; WOOD & REITNER, 1988). La position du genre *Chaetetes* lui-même, et ses relations avec des formes actuelles, étaient jusqu'à présent complètement indéterminées.

Parallèlement, les éponges calcifiées actuelles du genre *Merlia*, encore imparfaitement analysées, étaient considérées comme dépourvues de correspondants fossiles précis. Elles ont été rapprochées des Chaetétides (VACELET, 1980a; TERMIER & TERMIER, 1980), mais ce rapprochement était fondé sur la seule architecture générale du squelette calcifié (KIRKPATRICK, 1911), et un des buts de ce travail est l'établissement d'une comparaison plus précise. La vérification de ces similitudes aux niveaux d'observation maintenant accessibles et l'appréciation de la valeur phylogénétique des caractéristiques communes à ces divers squelettes sont évidemment nécessaires à l'élaboration d'un cadre taxonomique incluant les formes actuelles et les formes fossiles.

Cette recherche des correspondances entre le genre *Merlia* et des formes fossiles nécessitait par ailleurs un réexamen des données fournies par les *Merlia* actuelles, qui apparaissent assez incohérentes.

Le genre *Merlia* a longtemps été considéré comme une chimère, correspondant au squelette d'un organisme calcifié, perforé par une éponge siliceuse (WELTNER, 1909). Les observations récentes ont donné raison à KIRKPATRICK (1911) qui soutenait qu'il s'agissait d'un organisme unique, capable de sécréter simultanément un squelette calcaire et un squelette siliceux.

Toutefois, la définition du genre est maintenant rendue très difficile par l'inconstance des principaux caractères squelettiques. En effet, parmi les quatre espèces actuelles, deux (*Merlia normani* Kirkpatrick, 1908 et *M. lipoclavidisca* Vacelet & Uriz, 1991) produisent des spicules siliceux et un squelette supplémentaire calcifié, tandis que deux autres (*M. deficiens* Vacelet, 1980a et *Merlia tenuis* Hoshino, 1990) sont dépourvues du squelette carbonaté et, comme la majorité des Démosporges actuelles, ont un squelette uniquement spiculaire. Les deux espèces dépourvues de squelette calcaire sont placées dans ce genre en raison de leur spiculation, identique à quelques détails près à celle de l'espèce-type, *M. normani*, et caractérisée par un microclère très original, le clavidisque. Or, ce microclère est absent chez *M. lipoclavidisca*, dont le squelette calcifié et les tissus vivants sont pourtant identiques à ceux de *M. normani*.

De plus, une incertitude subsiste sur la nature minéralogique du squelette calcaire, les diverses analyses publiées faisant état de prédominance tantôt calcitique, tantôt aragonitique. Ce dernier point méritait d'être éclairci, car cette minéralisation variable constituerait, sur le plan biologique, un phénomène intéressant dans le problème des modalités de la biominéralisation (LOWENSTAM, 1964). Elle pourrait aussi obérer les possibilités d'utilisation des critères squelettiques microstructuraux, qui sont en train de révolutionner la taxonomie des formes fossiles.

Ce travail a pour but de préciser la nature et la microstructure du squelette des *Merlia* actuelles pour clarifier ces incohérences et de rechercher, aux niveaux d'observation maintenant accessibles, quels pourraient être leurs équivalents fossiles.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Les squelettes des spécimens analysés proviennent de :

— *Merlia normani* : Porto Santo (archipel de Madère), spécimen de KIRKPATRICK conservé au British Museum, 4.6.1910; cap Matapan (Grèce), station 1516 du N.O. « Calypso », entrée de grotte, 15 m, 9.1955; Sorrente (Italie), grotte « Zaffiro », 5 m, 29.5.1974; grotte Santa Catarina (sud de l'Italie), grotte, 8 m, 1.6.1980.

— *Merlia lipoclauidisca* : Majorque (Baléares), grotte « La Catedral », 12 m, 16.1.1986.

L'étude des spécimens fossiles a été conduite sur *Chaetetes cylindraceus* F. de Waldheim (Carbonifère de Moscou) et sur *Blastochaetetes bathonicus* Fischer (Bathonien d'Hocqmont) grâce à des fragments des holotypes et de spécimens communiqués par J.-C. FISCHER, matériel qui a servi de base à une révision taxonomique des Chaetétides (FISCHER, 1970).

Les observations morphologiques et microstructurales en microscopie électronique à balayage ont été réalisées sur des surfaces polies orientées selon la direction de croissance, après une attaque ménagée par l'acide formique dilué (5 %, pendant 10 secondes), qui met clairement en évidence les directions de croissance des fibres.

Les caractéristiques minéralogiques ont été établies en utilisant un détecteur EDS (Link AN 10000), associé au microscope Philips 505. Contrairement aux déterminations cristallographiques nécessitant un prélèvement de matériel, cette méthode permet une localisation des analyses avec une résolution qui exclut tout risque d'interférence avec des matériaux allochtones. Des structures aussi fines et poreuses que les squelettes des *Merlia* sont toujours susceptibles de comporter une phase minérale étrangère au squelette lui-même (autre organisme ou précipitation sédimentaire).

II. — CARACTÉRISTIQUES SPICULAIRES DU GENRE *Merlia*

Les spicules siliceux de *Merlia normani* ont été décrits par KIRKPATRICK (1911). Ce sont des mégascclères tylostyles groupés en faisceaux isolés dans les tissus superficiels, et des microscclères divers (pl. 1, 1 et 2) : commates, raphides et clavidiscs. Les variations spiculaires, chez les diverses espèces du genre, sont faibles et portent surtout sur de minimes

différences dans les dimensions (VACELET & URIZ, 1991), sauf chez *M. Itpoclavidisca* où les microscières, y compris les clavidisques, sont absents.

Malgré cette exception, ce spicule très particulier, qui n'a jusqu'à présent pas été observé chez d'autres spongiaires, est suffisamment caractéristique pour que l'on puisse penser que le genre existait dès l'Oligocène. En effet, HINDE et HOLMES (1892) ont décrit des clavidisques typiques, bien que nettement plus grands que ceux des espèces actuelles (130 µm de long au lieu de 37 à 90 µm selon les espèces), dans des sédiments contenant des spicules exceptionnellement préservés de l'Oligocène de Oamaru (Nouvelle-Zélande). Ces spicules ont été attribués à une espèce disparue, décrite sous le nom de *Melonanchora morlandi*. Dans la mesure où ce type de spicule apparaît très caractéristique du genre dans l'actuel, on doit classer cette espèce dans le genre *Merlia*. On ignore si *Merlia morlandi* possédait un squelette calcifié.

Les spicules ne sont pas inclus dans le squelette calcaire chez les espèces de *Merlia* où il est présent. Ils sont donc tous dispersés lors de la décomposition des tissus, et les chances de fossilisation simultanée des spicules et du squelette carbonaté sont très faibles. On remarque d'ailleurs que les squelettes subfossiles observés dans une grotte émergée à la faveur d'un soulèvement tectonique datant de 1 500 ans (VACELET, 1980b) ont perdu tous leurs spicules. Ceci est différent de la situation rencontrée chez la plupart des autres éponges calcifiées actuelles, où les spicules, siliceux ou calcaires, sont en partie inclus dans le squelette et, malgré de nombreux phénomènes de dissolution, ont quelques possibilités de fossilisation en place. Le seul autre cas où les spicules sont entièrement libres est celui de *Murrayona phanolepis*, à spicules calcaires. Chez *Acanthochaetetes wellsi*, la majorité des spicules sont libres, mais quelques microscières sont attachés au squelette et peuvent se fossiliser (REITNER & ENGESER, 1987). Dans le cas des *Merlia*, il est donc normal que les fossiles qui lui sont apparentés soient dépourvus de spicules.

Ces spicules et leur arrangement (en faisceaux isolés), ainsi que les caractères des tissus vivants, n'indiquent pas clairement la position taxonomique du genre. La plupart des auteurs (KIRKPATRICK, 1911; HARTMAN & GOREAU, 1970; SOEST, 1984) ont rapproché le clavidisque du diancistre des *Hamacantha*, qui sont des Démosponges Cétractinomorphes de l'ordre des Poecilosclerida, et ces affinités seraient encore renforcées par la présence de sigmates.

Toutefois, VACELET (1979; 1981) et VACELET & URIZ (1991) soutiennent plutôt des affinités avec les Démosponges Tétractinomorphes. En effet, les clavidisques apparaissent comme des cerces à l'état jeune et n'ont, avec les diancistres, qu'une ressemblance superficielle due à l'épaississement de leur partie latérale qui donne naissance à un « key-hole shaped notch ». De même, les sigmates, qui sont plutôt des commas, ne sont pas sûrement des microscières chéloïdes. En revanche, certains caractères des tissus vivants (collagène de type lisse, possibilité d'accumulations d'archéocytes gemmulaires) sont en faveur d'affinités avec les Tétractinomorphes. Aussi, contrairement à SOEST (1984) qui inclut les *Merlia* dans la famille des Biemnidae des Poeciloscléridés, nous préférons isoler ces éponges dans un ordre *incertae sedis* Merliida Vacelet, 1979, en attendant des données plus précises sur la reproduction et les caractères des tissus vivants.

III. — CARACTÉRISTIQUES MINÉRALOGIQUES ET MICROSTRUCTURALES DU SQUELETTE CALCAIRE CHEZ *Merlia normani* ET *M. lipoclavidisca*

1. Minéralogie

Les résultats obtenus par différents auteurs sur la nature minéralogique des squelettes de *Merlia* sont contradictoires, ainsi que le montre le tableau 1.

TABLEAU 1. — Composition minéralogique du squelette carbonaté de *Merlia normani*, d'après les diverses analyses publiées. (1) : Analyse par densité et test de Meigen. (2) : Sans précisions sur les échantillons et sur les analyses. (3) : Diffraction aux rayons X. (4) : Microsonde.

	PROVENANCE	SQUELETTE
KIRKPATRICK, 1911 (1)	Madère	Calcite
HARTMAN & GOREAU, 1970 (2)	?	Aragonite
STEARNS, 1975 (3)	Madère	Calcite 80-90 % Aragonite 10-20 %
STEARNS, 1977 (4)	Madère	Calcite
VACELET, 1980a (3)	Madère (JC 24)	Calcite
VACELET, 1980a (3)	Cap Matapan	Aragonite 90 % Calcite 10 %
VACELET, 1980a (3)	Sorrente	Calcite
VACELET, 1980a (3)	Naples	Calcite

Nos résultats, fondés sur des mesures effectuées ponctuellement, ne confirment pas cette variabilité (tableau 2).

TABLEAU 2. — Teneurs pondérales en éléments mineurs (en %) associés au squelette carbonaté de *M. normani* et de *M. lipoclavidisca*.

ORIGINE DES SPÉCIMENS	Mg	TENEURS (en %)			
		Al	S	Fe	Sr
Sorrente (<i>M. normani</i>)	3,0	0,1	0,4	0	0,3
Matapan (<i>M. normani</i>)	3,3	0,1	0,5	0	0,2
Porto-Santo (<i>M. normani</i>)	3,1	0,3	0,4	0	0,2
Baléares (<i>M. lipoclavidisca</i>)	3,0	0,1	0,3	0	0,2

Sur le plan minéralogique, ces résultats témoignent d'une grande homogénéité. Quelle que soit l'origine des matériels étudiés, leur composition élémentaire est identique. Une teneur en magnésium élevée et une teneur en soufre également forte sont inconnues dans des matériaux squelettiques aragonitiques. La corrélation de ces deux indices est très nettement en faveur d'une minéralogie uniformément calcitique du squelette des *Merlia*. Les mélanges observés dans les diagrammes de rayons X antérieurement établis tiennent probablement à ce qu'il est

tout à fait impossible de se débarrasser des cristaux d'origine non biologique, formés dans les cellules fermées résultant du cloisonnement des tubes squelettiques.

2. Caractéristiques microstructurales

Modalités de formation des parois squelettiques

Les figurations initiales (KIRKPATRICK, 1908, 1911) ont bien mis en évidence les particularités morphologiques de la surface de croissance des édifices calcaires produits par *Merlia normani*. A chaque point de jonction des parois édifiant les cavités fonctionnelles cylindriques s'élève une tige squelettique dont le microscope électronique permet d'observer en détail l'organisation (pl. I, 3). La région distale de ces éléments verticaux présente un aspect noduleux dû à l'individualisation des faisceaux fibreux centrés dans l'axe et à direction de croissance radiaire. La permanence de cette morphologie particulière de la surface tout au long de la croissance peut être aisément mise en évidence par une légère attaque de la structure dans les régions plus profondes du squelette. Le tracé des stries d'accroissement révèle continuellement la présence de ces expansions fibreuses autour d'une partie proéminente au sommet de la tige axiale (pl. I, 4 à 6).

Ces axes constituent les éléments fondamentaux de tout l'édifice calcaire, puisque le développement des faisceaux qui les constituent se poursuit jusqu'à ce qu'ils entrent en contact avec ceux qui sont issus des axes voisins (pl. II, 2 à 4). Il n'y a donc pas production de centres de calcification intermédiaires, situés entre ceux qui sont définis lors de la formation des tiges verticales. Chaque cavité fonctionnelle se trouve ainsi délimitée par la rencontre des faisceaux issus de trois ou quatre tiges axiales uniquement. Ce point paraît être d'une particulière importance pour la comparaison avec les dispositions microstructurales de formes fossiles.

Orientation des fibres dans les axes squelettiques

Les fibres sont sensiblement verticales dans la partie axiale des unités microstructurales et s'infléchissent régulièrement en progressant vers leur périphérie. Cette disposition se distingue donc très nettement des types trabéculaires, dans lesquels les fibres font un angle bien défini et constant avec l'axe de l'unité microstructurale. Elle diffère également du type pénicillé tel qu'il a été défini par DIECI *et al.* (1974) chez *Eudea* et les Cératoporellides triasiques, dans lequel les fibres sont groupées en cônes aigus, à disposition sensiblement verticale.

Modalités de formation des planchers

Les planchers, ou « tabulae », sont édifés en continuité microstructurale avec les éléments verticaux. Les faisceaux de fibres impliqués dans la formation de ces structures s'infléchissent progressivement jusqu'à prendre une direction de croissance presque horizontale (pl. I, 7 et 8). Ils convergent alors vers le centre de la cavité fonctionnelle. L'observation morphologique des faces supérieures et inférieures des planchers permet d'observer les faisceaux accolés, mais assez nettement distincts, qui les constituent (pl. II, 1). Ces faisceaux de fibres n'atteignent cependant pas l'axe des tubes, déterminant ainsi la formation d'un orifice central permettant la communication entre les loges. Le caractère fonctionnel de cette disposition est lié à la

présence de tissus de résistance, constituant les « pseudogemmules », dans les loges du squelette (VACELET, 1990).

La continuité microstructurale existant entre les éléments constitutifs des parois et les planchers implique que ces derniers soient formés par un repli de l'épithélium sécréteur, dont le fonctionnement ne subit aucune interruption. La continuité des stries de croissance, passant des axes aux planchers, constitue le témoin de la formation de ce repli. En cela, ce type de plancher se distingue fondamentalement des dispositions observables chez les Cératoporellides actuelles (ou les *Atrochaetetes* triasiques, qui sont leurs équivalents fossiles), chez lesquelles les obturations plus ou moins complètes des tubes se réalisent par une reprise de la sécrétion, postérieurement à la mise en place des parois.

Évolution de la morphologie des constituants fibreux du squelette au cours de la croissance

La morphologie des fibres calcitiques qui constituent l'ensemble de l'édifice squelettique (parois et planchers, résultant d'un processus de sécrétion continu, ne pouvant être dissociés) se modifie de manière très sensible au cours de la croissance (pl. II, 5).

Dans la partie superficielle du squelette, des structures finement fibreuses, recoupées par des stries d'accroissement espacées d'une dizaine de micromètres seulement, sont clairement visibles (pl. I, 5; pl. II, 6).

Dans la région basale, une altération se produit, du vivant même de l'animal, rendant presque méconnaissables les dispositions caractéristiques de ce type de biominéralisation. Cette altération se manifeste déjà dans les parties moyennes du squelette, par une irrégularité de la dimension des fibres, dans une structure où les stades de croissance successifs sont encore bien apparents. Dans les parties les plus profondes, cette évolution aboutit à la fusion des fibres en larges cristaux presque compacts (pl. II, 5 et 7).

IV. — RAPPORTS AVEC LES FOSSILES

Bien que le squelette calcaire des *Merlia* soit de faible épaisseur, son architecture tabulaire autorise une comparaison avec des types qui, dans les formations construites anciennes, édifiaient sur le même plan des constructions d'un volume incomparablement plus important.

C'est dans le groupe des Chaëtétides que l'on peut trouver des formes présentant des similitudes poussées avec la construction calcaire des *Merlia*, ressemblances portant à la fois sur l'architecture de l'édifice et la microstructure des constituants. Ainsi, le genre *Chaetetes* lui-même, par les caractéristiques de son espèce-type (*C. cylindraceus* F. de Waldheim), permet de conduire cette comparaison jusqu'à un niveau très avancé.

1. Microstructure de *Chaetetes cylindraceus*

Cette espèce a été revue par LAFUSTE & FISCHER (1971), qui ont mis en évidence les traits généraux de sa structure squelettique. C'est à partir de fragments de l'holotype de l'espèce (communiqués par J. C. FISCHER) qu'ont été acquis les renseignements complémentaires, permettant la comparaison avec le squelette des *Merlia*.

Microstructure des parois

Le spécimen est formé de tubes jointifs à parois compactes, de 200 à 300 μm de diamètre, pourvus de planchers régulièrement espacés.

Les figures 1 et 2 de la planche III fournissent, pour la constitution des parois, des indications microstructurales très claires.

Au point de jonction des parois des tubes, sur les sections perpendiculaires à la direction de croissance, les fibres sont coupées transversalement. Elles présentent donc une direction verticale, indiquant que devait se trouver à chaque point de jonction une zone très proéminente. Latéralement, les fibres s'infléchissent vers chacune des parois issues de cet axe et apparaissent coupées de plus en plus longitudinalement. Elles s'affrontent, au milieu de chaque paroi, aux faisceaux de fibres issus d'un axe situé au point de jonction voisin (pl. III, 2; fig. 1).

Cet affrontement selon une ligne verticale continue est également très nettement visible dans les sections longitudinales qui sont effectuées dans une paroi, entre deux axes voisins (pl. III, 1). Il est donc clair qu'il n'existait pas de centre de minéralisation intermédiaire entre ceux qui déterminent la formation de ces axes.

C'est une architecture exactement identique à celle des *Merlia*.

Modalités de formation des planchers

La figure 4 de la planche III indique nettement la constitution de ces éléments tabulaires par la convergence de faisceaux de fibres dans la lumière des tubes. Malgré les modifications entraînées par la diagenèse (accroissement syntaxique des fibres), les directions d'orientation générale des faisceaux sont encore visibles.

Les coupes longitudinales (pl. III, 3) permettent d'établir que, comme chez les *Merlia*, ces faisceaux de fibres ne sont pas des composants autonomes, ajoutés après la mise en place des parois tubulaires (comme c'est le cas chez les Cératoporellides par exemple : cf. *Atrochaetetes*). Chez *Chaetetes cylindraceus*, les faisceaux constituant les planchers se forment par inflexion progressive des fibres, à partir des axes verticaux.

Sous cet angle également, la similitude avec les *Merlia* est très prononcée.

Minéralogie

Bien que les fibres aient subi d'évidentes modifications diagénétiques (cimentation syntaxique, développement de rhomboédres de néogenèse, probablement dolomitiques), le squelette de cette espèce carbonifère est encore remarquablement conservé. Du point de vue de sa minéralogie, il est calcitique, et rien dans sa disposition actuelle ne permet de suggérer un processus de recristallisation généralisée qui l'aurait amené à cet état minéralogique à partir d'une sécrétion initialement aragonitique. Il est donc très vraisemblable que ce squelette a été produit directement en calcite, comme chez les *Merlia* actuelles.

2. Microstructure des *Blastochaetetes* du Jurassique

Au Mésozoïque, le genre *Blastochaetetes* constitue le taxon principal de la famille des Chaetétides proprement dits (FISCHER, 1970). Il se distingue aisément du genre type de la

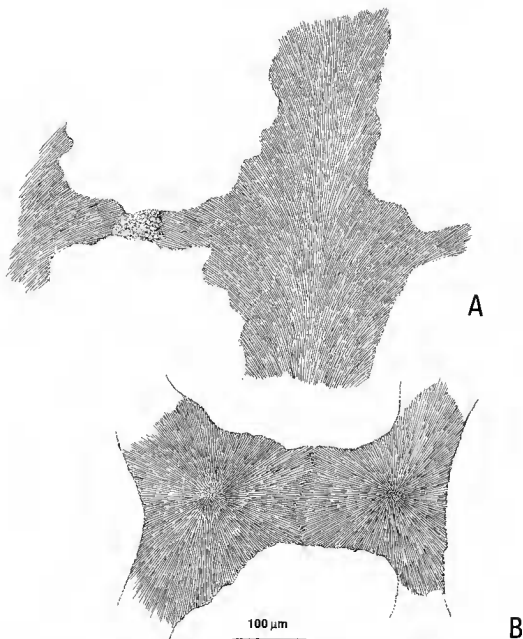


FIG. 1. — Formation des parois squelettiques et des planchers chez le Chaetétide paléozoïque *Chaetetes cylindraceus* F. De Waldhem : A, section longitudinale ; B, section transversale. Les axes des colonnes fibreuses émettent des expansions latérales (généralement trois) qui forment les parois squelettiques lorsqu'elles rejoignent les expansions issues des axes voisins.

famille (limité au Paléozoïque) par la constitution poreuse des parois. Une analyse microstructurale, conduite à partir de matériels provenant du Bathonien d'Hocqmont (collection J. C. FISCHER), a permis d'examiner les éléments de similitude avec le *Chaetetes* du Paléozoïque.

Chez les spécimens observés, le mode de réalisation des tubes s'avère très analogue à celui de *Chaetetes cylindraceus* : axes fibreux dont les éléments sont verticaux aux points de jonction des parois des tubes adjacents, et s'infléchissent latéralement jusqu'à ce qu'ils entrent en contact avec les fibres issues d'un axe voisin, sensiblement dans la région moyenne des parois des tubes (pl. III, 6).

Les planchers sont également constitués par des faisceaux infléchis horizontalement (pl. III, 5).

Cette microstructure, semblable à celle de *C. cylindraceus*, est en revanche très différente de celle des Chaetétides triasiques de Turquie qui avaient été attribués au genre *Blastochaetetes* sur la base de caractéristiques architecturales (CUIF & FISCHER, 1974).

En effet, ces formes triasiques présentent un grand nombre de centres de calcification, disposés régulièrement tout autour des tubes, selon un schéma proche de celui des Cératoporellides. Les critères microstructuraux conduisent donc à revoir leur attribution au genre *Blastochaetes*, dont la présence dans le Trias de Turquie apparaît maintenant douteuse.

CONCLUSION

Les caractères microstructuraux permettent maintenant de distinguer plusieurs lignées dans le vaste ensemble hétérogène des Chaetétides. Nos observations montrent qu'une de ces lignées pourrait inclure les genres *Chaetetes*, du Paléozoïque, et *Blastochaetetes* du Jurassique, et très vraisemblablement le genre actuel *Merlia*.

Ce genre, que l'on peut donc considérer comme un survivant d'un groupe précis de Chaetétides, posait toutefois de difficiles problèmes d'interprétation de ses caractères squelettiques. Certaines catégories spiculaires, et le squelette carbonaté lui-même, pouvant être totalement absents, on peut en déduire que cette lignée a probablement compris des formes non calcifiées, et donc non fossilisables, au cours des époques géologiques.

L'inconstance d'une partie des éléments squelettiques dans le genre *Merlia* doit cependant inciter à une certaine prudence dans la reconstitution des lignées phylogénétiques en l'absence de données sur les tissus vivants. On doit rappeler à ce sujet qu'une autre Démonsponge calcifiée actuelle, *Astrosclera willejana*, présente également une spiculation variable et qu'il apparaît assez vraisemblable que des Démonsponges et des Calcareas actuelles dérivent de formes calcifiées chez qui le squelette calcaire non spiculaire aurait disparu (VACELET, 1977; 1981).

Mais on remarque également que chez *Merlia*, lorsque la minéralisation carbonatée se réalise, elle présente des caractères très constants, contrairement à ce que l'on avait supposé. Chez les *Merlia* qui possèdent un squelette calcaire, les caractéristiques microstructurales aussi bien que minéralogiques sont parfaitement stables, ce qui constitue un très fort argument pour leur utilisation taxonomique chez les formes fossiles.

Ce phénomène de biominéralisation facultative dans un groupe taxonomique est intéressant à considérer en liaison avec la répartition dans le temps des différents types de microstructures squelettiques. Les premières formes à squelette aragonitique sphérolitique,

identique à celui des *Astroscлера*, sont connues dans le Permien et dans le Trias. Puis, durant toute une période recouvrant le Jurassique et le Crétacé, ce processus de biominéralisation semble ne pas s'être réalisé. Il réapparaît dans la faune actuelle, avec des caractéristiques microstructurales strictement identiques, après une très longue phase pendant laquelle le groupe des *Astroscлеридes* n'aurait été représenté que par des formes non calcifiées (CUIF & GAUTRET, 1991b).

Les Chaetétides de la lignée que l'on peut rattacher aux *Merlia* subissent une évolution du même type, mais leur présence dans les sédiments alterne avec celle des formes précédentes, qui sont toutes en aragonite. C'est durant des périodes considérées comme défavorables à la formation des minéralisations aragonitiques (d'un point de vue purement sédimentaire, SANDBERG, 1983) que sont développées des espèces de spongiaires produisant un squelette calcitique, identique dans leur mode de formation à celui des *Merlia* actuelles. Ce sont les genres *Chaetetes* au Paléozoïque et *Blastochaetetes* au Jurassique.

Le faible développement squelettique chez les *Merlia* actuelles (lorsqu'il n'est pas complètement absent) s'explique donc bien dans cette interprétation fondée sur l'incidence des conditions externes. La période actuelle connaît un développement appréciable des formes aragonitiques (Cératoporellides, *Astroscлеридes* et *Vacelétides*). Dans la faune de Démonsporges actuelles, où les formes à squelette calcitique sont minoritaires, certaines *Merlia* se comporteraient donc comme les représentants de ce groupe pendant la période « aragonitique » du Permo-Trias, en n'aboutissant pas à produire une structure squelettique carbonatée.

Il est toutefois primordial de noter que l'utilisation de ces caractères microstructuraux en taxonomie et dans la reconstitution des lignées phylogénétiques repose entièrement sur la qualité des analyses microstructurales.

Ainsi doit-on actuellement éviter de réduire la caractérisation à l'un des multiples termes dont les rapports et différences sont très mal établis. La terminologie actuelle s'est mise en place de façon peu satisfaisante, soit par utilisation de termes faisant référence à des caractéristiques globales dépourvues de toute précision sur le plan de leur signification biologique (les termes « granulaires » ou « homogènes », par exemple), soit par assimilation de termes utilisés dans la description de squelettes produits dans d'autres phyla. Ainsi le terme « trabéculaire », utilisé dans l'analyse microstructurale des Cnidaires, a été assimilé à celui de « clinogonon » défini à partir de stromatopores calcitiques du Jurassique (HUDSON, 1959) et également au terme « pénicillé » (DIECI *et al.*, 1974) se rapportant à des spongiaires aragonitiques du Trias. Chez les Démonsporges actuelles, il est employé pour qualifier la microstructure squelettique de *Merlia*, de *Ceratoporella* et même d'une *Calcarea*, *Murrayona* (WENDT, 1984). Or nos observations démontrent bien que les dispositions des fibres qui constituent ces squelettes calcaires, ainsi que leurs modalités de mise en place diffèrent de manière très nette dans chacun de ces taxons. Les différences mises en évidence chez les formes actuelles sont, de plus, parfaitement corroborées par l'analyse de la répartition de ces différents types microstructuraux au cours des temps géologiques. Mais il est clair que la relation d'alternance qui s'établit entre les types aragonitiques et les types calcitiques ne pouvait ressortir que d'une analyse discriminante (CUIF & GAUTRET, 1991a), permettant de distinguer des structures squelettiques élaborées par des processus biologiques différents, et donc tout à fait aptes à fournir des arguments fiables pour la taxonomie.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CERCHI, A., et R. SCHROEDER, 1987. — Monaxone spiculae im Lumen von *Blastochaetetes irregularis* (Demospongiae) vom Santon der spanischen Pyrenäen. *Senckenberg. leth.*, **68** (5/6) : 321-355.
- CUIF, J. P., 1983. — Chaetetida à microstructure sphérolitique dans le Trias supérieur de Turquie. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **296** : 1469-1472.
- CUIF, J. P., Y. DAUPHIN, D. FLAMAND, B. FREROTTE et P. GAUTRET, 1986. — La mesure localisée du taux de soufre comme indicateur de l'origine et de l'état diagénétique des biocristaux carbonatés. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **303**, série II : 251-256.
- CUIF, J. P., et J. C. FISCHER, 1974. — Étude systématique sur les Chaetetida du Trias de Turquie. *Ann. Paléont. (Vert.-Invert.)*, **60** (1) : 1-14.
- CUIF, J. P., et P. GAUTRET, 1991a. — Taxonomic value of microstructural features in calcified tissue from recent and fossil Demospongiae and Calcarea. In : H. KEUPP & J. REITNER (eds), Fossil and recent Sponges. Springer : 159-169.
- CUIF, J. P., et P. GAUTRET, 1991b. — Étude de la répartition chronologique des principaux types de Démospouges calcifiées depuis le Permien. Hypothèse d'une incidence des conditions océanologiques sur la biominéralisation carbonatée des Spongiaires. *Bull. Soc. géol. Fr.*, sous presse.
- DIECI, G., A. RUSSO et F. RUSSO, 1974. — Nota preliminare sulla microstruttura di spugne aragonitiche del Trias medio-superiore. *Boll. Soc. paleont. ital.*, **13** (1-2) : 1-9.
- DIECI, G., A. RUSSO, F. RUSSO et M. S. MARCHI, 1977. — Occurrence of spicules in triassic Chaetetids and Ceratoporellids. *Boll. Soc. paleont. ital.*, **16** (2) : 229-238.
- FISCHER, J. C., 1970. — Révision et essai de classification des Chaetetida (Cnidaria) post-paléozoïques. *Ann. Paléont. (Invert.)*, **56** (2) : 151-220.
- GAUTRET, P., 1986. — Utilisation taxonomique des caractères microstructuraux du squelette aspicaire des Spongiaires. Étude du mode de formation des microstructures attribuées au type sphérolitique. *Ann. Paléont. (Vert.-Invert.)*, **72** (2) : 75-110.
- HARTMAN, W. D., et T. F. GOREAU, 1970. — Jamaican Coralline Sponges : their morphology, ecology and fossil representatives. In : W. G. FRY (ed.), The Biology of the Porifera. Symp. Zool. Soc. London, **25** : 205-243.
- HARTMAN, W. D., et T. F. GOREAU, 1975. — A Pacific Tabulate sponge, living representative of a new order of Sclerosponges. *Postilla*, **167** : 1-21.
- HINDE, G. J., et W. M. HOLMES, 1882. — On the sponge remains in the lower Tertiary strata near Oamaru, Otago, New Zealand. *J. linn. Soc. Lond.*, **24** : 117-262.
- HOSHINO, T., 1990. — *Merlia tenuis* n. sp. encrusting shells surfaces of gastropods, *Chicoreus*, from Japan. In : K. RUTZLER (ed.), New perspectives in Sponge Biology. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. : 295-301.
- KIRKPATRICK, R., 1908. — On two genera of recent Pharetronid sponges. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **8** (2) : 504-514.
- 1911. — On *Merlia normani*, a sponge with a siliceous and calcareous skeleton. *Q. J. microsc. Sci.*, **66** : 657-702.
- LAFUSTE, J., et J. C. FISCHER, 1971. — Sur la présence de fibres à bosselures chez les Chaetetida (Cnidaires) du Paléozoïque et du Mésozoïque. *C. r. Acad. Sci., Paris, D*, **272** : 1488-1490.
- LOWENSTAM, H. A., 1964. — Coexisting calcites and aragonites from skeletal carbonates of marine organisms and their strontium and magnesium contents. In : MIYAKE & KOYAMA (eds.), Recent researches in the fields of hydrosphere, atmosphere and nuclear geochemistry. Ed. Comm. Sugawara Festival vol. : 373-404.

- REITNER, J., et ENGESER, 1987. — Skeletal structures and habitats of recent and fossil *Acanthochaetetes* (subclass Tetractinomorpha, Demospongiae, Porifera). *Coral reefs*, 6 : 13-18.
- SANDBERG, P. A., 1983. — An oscillating trend in Phanerozoic non skeletal carbonate mineralogy. *Nature*, 305 : 19-22.
- STEARN, C. W., 1975. — The stromatoporoid animal. *Lethaia*, 8 : 89-100.
- 1977. — Studies of stromatoporoids by scanning electron microscopy. *Bur. Rech. geol. min.*, 89 : 33-40.
- TERMIER, G., et H. TERMIER, 1980. — Stromatopores, Trépostomes et Tabuliatomorphes du Paléozoïque d'Afrique du Nord. *Ann. Paléont. (Vert.-Invert.)*, 66 : 1-20.
- VACELET, J., 1977. — Éponges Pharétronides actuelles et Sclérosponges de Polynésie française, de Madagascar et de la Réunion. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., 44 : 345-366.
- 1979. — Description et affinités d'une Éponge Sphinctozoaire actuelle. In : C. LÉVI & N. BOURY-ESNAULT (eds.), Biologie des Spongiaires. *Coll. int. C.N.R.S.*, 291 : 483-493.
- 1980a. — Squelette calcaire facultatif et corps de régénération dans le genre *Merlia*, Éponges apparentées aux Chaetétides fossiles. *C. r. Acad. Sci., Paris*, D, 290 : 227-230.
- 1980b. — Les affinités du peuplement de Spongiaires de la Méditerranée. Journées Étud. Systém. Biogéograph. Médit., Cagliari, C.I.E.S.M. : 29-30.
- 1985. — Coralline sponges and the evolution of the Porifera. In : S. CONWAY MORRIS *et al.* (eds.), The origins and relationships of lower Invertebrates. Systematics Assoc. special vol., 28 : 1-13.
- 1990. — The storage cells of calcified relict sponges. In : K. RUTZLER (ed.), New perspectives in Sponge biology. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. : 144-152.
- VACELET, J., et M. J. URIZ, 1991. — Deficient spiculation in a new species of *Merlia* (Merliida, Demospongiae) from Balearic Islands. In : H. KEUPP & J. REITNER (eds), Fossil and recent Sponges. Springer Verlag : 170-178.
- WELTNER, W., 1909. — Ist *Merlia normani* Kirkpatrick ein Schwamm? *Arch. Naturgesch.*, 75 : 139-141.
- WENDT, J., 1984. — Skeletal and spicular mineralogy, microstructure and diagenesis of coralline calcareous sponges. *Paleontogr. am.*, 54 : 326-336.
- WOOD, R. A., et J. REITNER, 1988. — The Upper Cretaceous « chaetid » demosponge *Stromaxinella irregularis* (Michelin) and its systematic implications. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 177 (2) : 213-224.

PLANCHE I

- 1 — Clavistique de *Merlia deficiens*. MEB \times 1 000.
- 2 — Raphide épineux de *Merlia deficiens*. MEB \times 6 000.
- 3 — *Merlia normani* : vue superficielle montrant la localisation des tigelles aux intersections des parois squelettiques. MEB \times 170.
- 4 et 5. — *Merlia normani* : section longitudinale dans une paroi squelettique (surface polie, attaque : acide formique 5%). Les directions de croissance des fibres et les tracés des stries d'accroissement sont bien visibles. 4 : MEB \times 700. 5 : MEB \times 1 400.
- 6 — Microstructure du squelette carbonaté de *Merlia lipoclavidisca*, identique à celle de l'espèce-type *M. normani*. MEB \times 700.
- 7 et 8 — Mode de formation des planchers par expansion latérale des structures fibreuses issues des axes de calcification des parois (section longitudinale traitée à l'acide formique dilué). 7 : MEB \times 300. 8 : MEB \times 600.

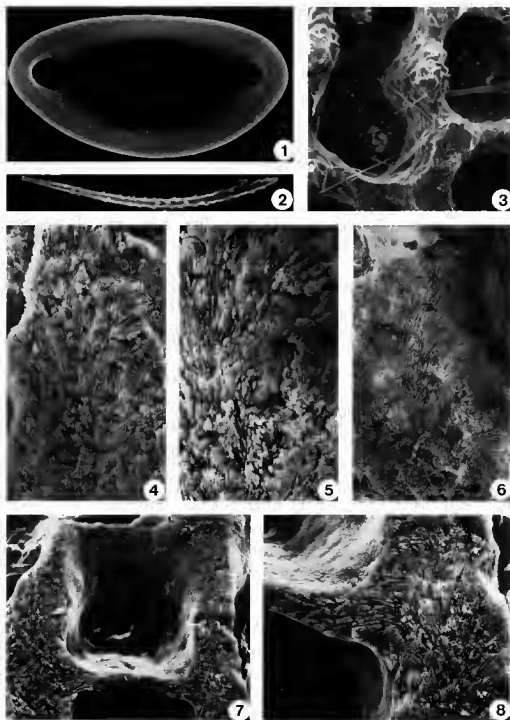


PLANCHE I

PLANCHE II

Merlia normani

- 1 — Plancher vu par dessus, montrant les faisceaux fibreux convergeant vers la lumière du tube, et laissant un orifice dans la partie centrale. MEB \times 350.
- 2 à 4 — Sections transversales montrant la jonction (indiquée par les flèches sur les clichés), dans la partie médiane des parois squelettiques, des structures fibreuses issues de différents axes de calcification. 2 : Section non traitée MEB \times 250. 3 : Détail de la figure précédente. MEB \times 800. 4 : Surface polie traitée à l'acide formique 5%. MEB. \times 350.
- 5 — Partie basale d'une paroi squelettique : noter la différence d'aspect des fibres dans la zone la plus ancienne (partie inférieure du cliché). Section polie traitée à l'acide formique 5%. MEB \times 700.
- 6 — Détail de la partie supérieure de la figure 5 : structure finement fibreuse, recoupée régulièrement par les stries d'accroissement. MEB \times 2000
- 7 — Détail de la partie inférieure de la figure 5 : la structure, très nettement modifiée, est grossièrement fibreuse et les stries d'accroissement ne sont plus discernables. MEB \times 2000

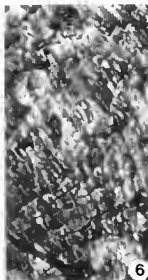
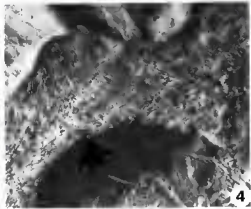
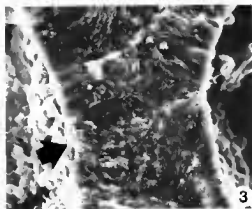
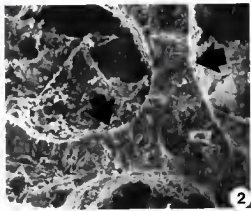


PLANCHE II

PLANCHE III

1 à 4 : *Chaetetes cylindraceus* Fischer, de Waldheim, Carbonifère de la région de Moscou.

- 1 — Section longitudinale (attaque : acide acétique 1 %, 5 mn) dans une paroi squelettique : les fibres, verticales dans la partie axiale des unités de minéralisation, s'infléchissent latéralement pour constituer les parois. Dans la partie médiane de la paroi (milieu du cliché) : ligne de jonction des deux unités de minéralisation. MEB × 200.
- 2 — Section transversale (même traitement) de la disposition illustrée sur la figure précédente. MEB × 300.
- 3 — Section longitudinale d'un plancher formé par l'inflexion de fibres issues des structures pariétales. MEB × 150.
- 4 — Plancher vu par dessus, montrant la convergence des faisceaux fibreux vers la lumière du tube. MEB × 200.

5 et 6 : *Blastochaetetes bathonicus* Fischer, du Bathonien d'Hocqmont.

- 5 — Section longitudinale montrant l'orientation des fibres dans les parois squelettiques et les planchers. MEB × 400.
- 6 — Section transversale : aucun axe de minéralisation n'est situé dans les parois, mais toujours à leur point d'intersection. MEB × 250.

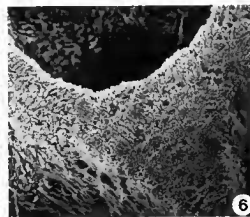
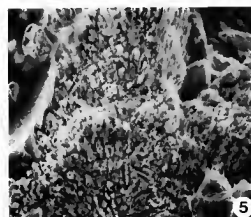
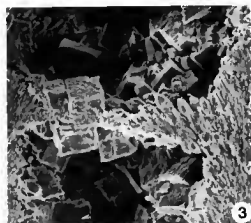
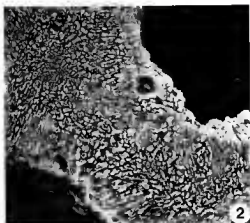
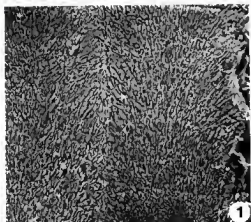


PLANCHE III